

## Abstract

Measurements of photosynthesis and stomatal conductance have been done on oil palm at the Marihat Research Station in North-Sumatra in Indonesia. Following the work of Dufrêne in Côte d'Ivoire on the control family LM2T x DA10D, these new results established on 3 clones with a contrasting morphology and a different genetical origin, pointed out a new level of reference for the maximal photosynthesis of oil palm equal to  $31.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . The analysis of the variations of the photosynthesis towards environmental factors as the temperature of the VPD (Vapour Pressure Deficit) demonstrate the high sensibility of the maximal photosynthesis of these factors in Sumatra compared to what was observed in Côte d'Ivoire and in Benin. The differences observed within clones for the photosynthetic response to the light and the sensibility of the maximal photosynthesis to the variation of VPD and temperature demonstrate the possible use of these physiological parameters for breeding.

## Résumé

Suite aux travaux de Dufrêne, en Côte d'Ivoire, sur la lignée témoin LM2T x DA10D, des mesures de photosynthèse et de conductance stomatique ont été effectuées à la Station de recherche de Marihat, (Nord Sumatra, Indonésie) sur 3 clones de palmier à huile, présentant une morphologie contrastée et des origines génétiques différentes. Les résultats, à Sumatra, révèlent un nouveau niveau de référence de  $31,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  pour la photosynthèse maximale et une sensibilité très importante de celle-ci aux facteurs de l'environnement comme la température et le déficit en humidité de l'atmosphère. Les différences de comportement entre les clones concernant la réponse de la photosynthèse à la lumière et aux variations de VPD (Vapour Pressure Deficit) démontrent une utilisation possible de ce critère à l'amélioration du palmier à huile.

## Resumen

A continuación de los trabajos de Dufrêne, en Côte d'Ivoire, sobre la descendencia testigo LM2T x DA10D, se realizaron mediciones de fotosíntesis y de conductancia estomática en 3 clones de palma aceitera, en la Estación de investigación de Marihat (Norte de Sumatra, Indonesia), que presentan una morfología contrastada y orígenes genéticos diferentes. Los resultados, en Sumatra, revelan un nuevo nivel de referencia de  $31,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para la fotosíntesis máxima y una sensibilidad muy importante de ésta a los factores del medio ambiente como la temperatura y el déficit de humedad del atmósfera. Las diferencias de comportamiento entre los clones referente a la respuesta de la fotosíntesis a la luz y a las variaciones de VPD (Vapour Pressure Deficit) demuestran un posible uso de este criterio al mejoramiento de la palma aceitera.

# Variation in maximum photosynthesis of oil palm in Indonesia: comparison of three morphologically contrasting clones

Lamade E.<sup>1</sup>, Setiyo E.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> CIRAD-CP, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France

<sup>2</sup> IOPRI-Marihat, PO Box 37, Pematang, Siantar, Sumatera, Utara, Indonésie

Recent whole-plant ecophysiology work on the oil palm *Elaeis guineensis* Jacq. has revealed causal links between the considerable productivity of this plant (around  $50 \text{ t}_{\text{DM}} \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ , 30 of which are derived from the aerial part (Dufrêne and Saugier, 1993) and photosynthesis, the efficiency of light conversion into dry matter and stomatal conductance (Corley, 1976; 1983; Hong, 1979; Smith, 1989; Dufrêne *et al.*, 1990). In particular, over the last 20 years, leaf photosynthesis has been the subject of numerous investigations under contrasting ecological conditions, using various techniques and different types of planting material. This explains the disparity among photosynthesis values already obtained:  $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Hirsch, 1975), between 6 and  $9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Potulski, 1990), between 14 and  $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Corley, 1983; Gerritsma, 1988), and between 12 and  $18 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Henson, 1991, 1992).

On the CIRAD control family LM2T x DA10D, in Côte d'Ivoire, Dufrêne (1989), Dufrêne and Saugier (1993) reported a maximum photosynthesis value in response to light of  $23.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Their work also clearly showed that VPD (Vapour Pressure Deficit) has a depressive effect on assimilation from 1.8 kPa and that temperatures over  $38^\circ\text{C}$  have a negative

influence. We felt it was worth checking these results under Indonesian conditions, where the crop reaches its potential, and testing the latest material cloned and selected by CIRAD-CP. This fits in with a more general perspective of linking certain physiological parameters to yields, to serve as a basis for possible selection criteria. Moreover, the potential curve for net assimilation response to radiation in Côte d'Ivoire, drawn up by Dufrêne (1989), has been used to develop a production simulation model primarily based on the carbon balance obtained through the difference between assimilate intake by the plant and total respiratory losses (Dufrêne *et al.*, 1990). Estimation of photosynthetic potential and an evaluation of apparent quantum yield under the agroecological conditions in Indonesia would seem essential if the forecasting tool used is to be effectively adapted to this zone. In this study, we have chosen to compare the physiological "performance" of three morphologically contrasting clones differing in their genetic origins, in order to define new maximum thresholds for functioning and tolerance of environmental variations under Indonesian conditions, and to identify a physiological parameter relevant to the genotypic expression of a family or clone.



## Material and methods

### Physical environment

All the experimental work was conducted in a clonal trial at the Bah Jambi Estate (Pemetaan Tanah Perkubuan (PTP) VIII, 99° 13' E; 2° 59' N), in North Sumatra (Indonesia) 168 m above sea level. This region can be considered the optimum niche for oil palm in the sense used by Hartley (1977), since studies (Sutedjo *et al.*, 1979; Lubis, 1981) have shown that there is no seasonal effect in the pattern of annual rainfall distribution. According to the CIRAD method (IGM 12<sup>1</sup>) there is no water deficit.

### Planting material

Measurements were taken on three clones MK10 (parents: BJ169D x RS14P), MK04 (LM2T x DS29D) and MK22 (RS4T x TI221D) obtained by *in vitro* somatic embryogenesis, at the Marihat *In Vitro* Culture Department (North Sumatra).

(1) Method of calculation belonging to the IRHO technical annals. It has already been used for the estimation of the water deficit in many tropical zones with perennial crops.

#### ■ Meteorological data recorded at the Marihat Research Station (near the experimental zone)

Mean annual sunshine (1984-1995): 2,037 hours

Mean annual total rainfall (1972-1994): 2,890 mm

Regular temperature throughout the year with an annual mean of 24.7°C (annual mean of the maxima (1972-1993): 29.8°C; of minima (1972-1993): 20°C). Recent hourly recording of PAR (Photosynthetically Active Radiation) with a quantum sensor and a Li-Cor data logger made it possible to evaluate mean daily global radiation for the 1972-1994 period at 16.24 MJ.m<sup>-2</sup>.day<sup>-1</sup>. A linear regression was established between sunshine duration in 1994 and the measured radiation ( $S = PA \text{ MJ.m}^{-2}.\text{day}^{-1}$ ,  $Sd \text{ R}0.47 = 1.3 Sd + 8.88$  with  $r^2 = 0.83$  and  $df = 212$  where  $S$  is the global radiation in daily sunshine duration and PAR the measured radiation). The measured radiation in 1994 was 15.29 MJ.m<sup>-2</sup>.day<sup>-1</sup>. The mean annual variation in the global radiation, the temperature and the rainfall are shown in figure 1 with the linear regression between daily sunshine duration and  $S$ , global radiation.

The clones were planted in 1990 at a density of 130 to 135 palms per hectare. They were chosen for their contrasting morphology and their different genetic origins (table 1).

### Experimental design

#### Vegetative parts

The respective leaf area of each clone was evaluated using the method described by Tailliez *et al.*, (1992) on leaf ranks 8, 17 and

Table 1. Vegetative and reproductive characteristics of the studied planting material. Caractéristiques végétales et reproductives du matériel végétal étudié.

Germplasm Matériel génétique	LA (m <sup>2</sup> )* SF (m <sup>2</sup> )	LLA (cm <sup>2</sup> ) SFL (cm <sup>2</sup> )**	LAI (m <sup>2</sup> /m <sup>2</sup> )	Rachis length (C-A) m Longeur rachis (C-A) m	Stem height cm Hauteur stipe cm (1994)
MK10	8.20 (1.08)	440.3 (23.9)	7.09	5.44 (0.19)	165
MK22	5.88 (0.61)	361.5 (16.1)	4.47	4.80 (0.35)	149
MK04	5.57 (0.56)	383.5 (18.1)	4.02	4.69 (0.2)	150

\* Leaf area measured as per Tailliez *et al.*, (1992) on leaf rank 8, 17 and 33 and on a sample of 8 palms per clone. / \* Surface foliaire mesurée suivant Tailliez *et al.* (1992) sur les feuilles de rang 8, 17 et 33 et sur un échantillon de 8 arbres par clones.  
0: standard error / 0: écart type; \*\* leaflet area, same method as before / \*\* surface des folioles, même méthode que précédemment.

Biomass above ground, $t_{DM}.ha^{-1}$ Biomasse aérienne, $t_{MS}.ha^{-1}$						
	DM(g.m <sup>-2</sup> ) / MS	BLL**	BPET**	BRACH**	BSTEM**	Total
MK10	145.85 (7.88)	10.28	18.63	12.58	19.83	61.32
MK22	133.44 (7.26)	5.96	10.80	7.30	17.9	41.96
MK04	137.67 (7.81)	5.53	10.02	6.77	18.03	40.35

Biomass below ground, t <sub>DM</sub> .ha <sup>-1</sup> (measured from 0 to 105 cm down) Biomasse souterraine, t <sub>MS</sub> .ha <sup>-1</sup> (mesurée de 0 à 105 cm de profondeur)				
	Roots I Racines I	Roots II; Racines II	Roots III + IV Racines III + IV	Total
MK10	5.58	2.05	1.24	8.87
MK22	3.28	0.96	0.79	5.03
MK04	3.00	1.12	1.35	5.46

FFB in kg/palm/ha / Régimes en kg/arbre/ha		
	1993	1994
MK10	110	167
MK22	125	221
MK04	140	247

where DM: dry matter / MS: matière sèche; BLL: leaflet biomass / avec BFOL: biomasse folioles; BPET: petiole biomass / BPET: biomasse pétioles; BRACH: rachis biomass / BRACH: biomasse rachis; BSTEM: stem biomass / BSTIP: biomasse stipes; \*\*: estimation / \*\*: estimation.

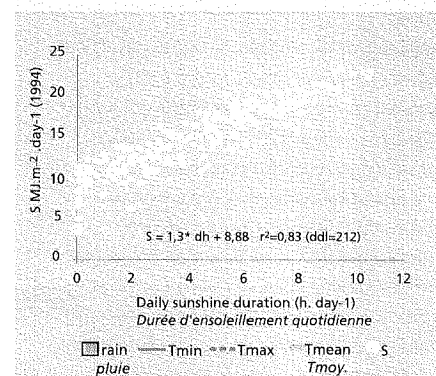
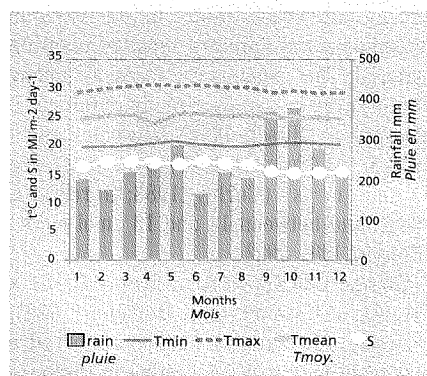


Figure 1. Seasonal variation in  $S$ , the global radiation, rainfall and temperature for Marihat Research Station (North Sumatra, Indonesia). Mean for the period 1972-1994. Relation between sunshine duration and  $S = 1/0.47 * PAR$ ,  $PAR$  measured with a Li-Cor quantum sensor. / Evolution saisonnière de  $S$ , le rayonnement global, de la pluviométrie et de la température pour la Station de Recherche de Marihat (Nord Sumatra, Indonésie). Moyenne sur la période 1972-1994. Relation entre la durée d'ensoleillement et  $S = 1/0.47 * PAR$ ,  $PAR$  mesuré avec un capteur quantum LiCor.



33 with 8 palms per clone. The specific leaf weight ( $\text{gDM}\cdot\text{m}^{-2}$ ) was determined on all the leaves of spiral number 1 (ranks 1 to 49) on 10 leaflets around point B with 5 palms per clone. The leaf area index was measured with a Li-Cor (Li-Cor Incorporated, Lincoln, NE, USA) PCA-2000 (Plant Canopy Analyzer) along 5 transects between the palms and 8 measurements per transect.

An evaluation of the root biomass of each clone was made taking samples from 0 to 105 cm down using a dutch auger, with a total of 128 samples per clone. Each sample was washed in a sieve with a 1 mm mesh. The collected roots were placed in an oven ( $85^{\circ}\text{C}$  for one night), then, dried, separated into 3 categories (primary, secondary and tertiary + quaternary) and weighed.

### Gas exchanges

Leaf photosynthesis and transpiration measurements were carried out *in situ* with the methodology already used on oil palm in Côte d'Ivoire (Dufrêne, 1989; Dufrêne and Saugier, 1993). A portable infrared analyser (ADC, LCA2) and an assimilation chamber ( $\text{PLCN}^2$ ) in which a portion of lamina was inserted, were used. Simultaneous readings were taken in an open system of  $\text{CO}_2$  absorption by the lamina, water vapour flux, and the temperature and incident radiation (PAR only) on the chamber with a gallium sensor.

From these data it was possible to calculate net assimilation in  $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , the transpiration rate ( $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) and stomatal conductance using the formulae developed by van Caemmerer and Farquhar (1981), Dufrêne (1989) and Parkinson (1985). The VPD was also measured, in kPa, between the leaf and the atmosphere in the chamber at leaf temperature. All the measurements (around 200 per clone) were carried out on a rank 9 leaf, which had already been identified as the most active (Dufrêne, 1989; Corley, 1983), on an average of 8 palms per clone.

Leaf respiration measurements (daytime and nighttime) were taken using the method described by Lamade (1996). The formulae and the equations used to calculate respiration in  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  were the same (reversing the differences) as for photosynthesis in a "closed system" with all

the pressure and temperature corrections derived from Long and Hallgreen (1985) and Barigah (1991).

## Methods

### Photosynthesis response to radiation

The response of net photosynthesis to incident radiation was only analysed on measurements with a stomatal conductance up to  $9\text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$  and a VPD up to 1.8 kPa at saturated light ( $\text{PAR} \geq 1,100\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ). The net photosynthesis values, at saturated light, were corrected for a  $\text{CO}_2$  concentration equal to 350 ppm as per Dufrêne and Saugier (1993) ( $\text{NPmax}(350) = \text{NPmax} + 0.0664(350 - \text{CO}_2)$ ). Two types of model, one hyperbolic and the other linear, were used to fit the curves to the experimental data. The first used the equation already used by Dufrêne (1989):

$$\text{NP} = \alpha \text{NPinf} (\text{PARi} - \Gamma) / (\alpha (\text{PARi} - \Gamma) + \text{NPinf})$$

where NP: net photosynthesis, NPinf: photosynthesis when the radiation is infinite, PARi: incident radiation,  $\alpha$ : apparent quantum yield and  $\Gamma$ : the compensation point for light. The SAS NLIN<sup>3</sup> procedure (Anon., 1990) was used to determine NPinf and  $\alpha$ . The level of maximum photosynthesis (photosynthetic capacity) NPmax is equal to the value of the rectangular hyperbola when PAR is near  $2,000\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . The second model exploits the linearity of photosynthetic response when incoming radiation is low (0 to  $130\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) as per the equation:

$$\text{NP} = \alpha \text{PARi} + \text{Cst}$$

It can also be used to determine the apparent quantum yield,  $\alpha$ .

### Effect of VPD on photosynthesis

For maximum photosynthetic values (when  $\text{PAR} \geq 1,100\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), Dufrêne (1989) highlighted a negative linear effect of VPD on photosynthesis, as per the following equation:

$$\text{NPmax} = \text{Cst} + A \cdot \text{VPD}$$

where Cst: constant and A: regression coefficient. A same type of relation was fitted to our data.

### Relation between stomatal conductance and VPD

Dufrêne and Saugier (1993) demonstrated the high sensitivity of stomatal conductance,  $g_s$ , to VPD: they expressed  $g_s$  as a

function of VPD with an inverse exponential curve, as per the following equation:

$$g_{\text{max}} = A \cdot e^{-b \cdot \text{VPD}}$$

where  $g_{\text{max}}$ , value of  $g_s$  at saturated radiation, A and b parameters. The statistical fit of this curve to our data was also carried out with the SAS NLIN (Anon., 1990).

## Results

### Potential photosynthesis

Clone MK22 revealed the highest maximum photosynthesis (photosynthetic capacity), N Pmax equal to  $31.6\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , as opposed to 27.4 for MK04 and 30 for MK10. This was over the maximum value found by Dufrêne (1989) in Côte d'Ivoire for the control family LM2T x DA10D which was equal to  $23.7\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . The apparent quantum yield for the three clones at low radiation values obtained from the hyperbola model was well over that estimated by Dufrêne and Saugier (1993), equal to  $0.051\text{ mol}\cdot\text{mol}^{-1}$  in Côte d'Ivoire, with  $0.071\text{ mol}\cdot\text{mol}^{-1}$  for MK22, 0.063 for MK10 and 0.082 for MK04. The respective values obtained with the linear model were lower (table 2) but still remained higher than Dufrêne's value, except for clone MK10 with substantial point scattering at low radiation, making a good estimation of  $\alpha$  difficult.

The level of potential photosynthesis, NPinf was very high in Indonesia, being estimated at  $40.3\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (table 2) for MK22 as opposed to  $30.7\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  in Côte d'Ivoire.

The light compensation point (table 2) in Indonesia, with a value of  $20\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , seemed to be lower than that found in Côte d'Ivoire ( $41\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  on LM2T x DA10D). When radiation was nil, the leaf respiration value was  $1.7\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  for MK04, 2.09 for MK22 and 1.59 for MK10 (for LM2T x DA10D:  $2.23\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  in Côte d'Ivoire). Generally speaking, basic leaf respiration was found to be lower in Indonesia, around  $2\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , than in the African zone where values near to  $5\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  were found (Lamade, 1993).

It was difficult to detect any clear differences between the clones, given partial overlapping of the confidence intervals for the parameters NPinf and  $\alpha$  (due to a considerable distance between the test points). At most, it can be seen that clone MK04, which is genetically close to LM2T x DA10D, also revealed the photosynthesis response to light most similar to that of the control family (figure 2).

(3) The "NLIN" procedure of the SAS software is a computer program that calculates the parameters of non-linear regression such as the rectangular hyperbola or the exponential curve.

(2) Parkinson leaf chamber for narrow material.



Table 2. Results of statistical fitting to experimental data for the three clones MK22, MK04 and MK10 for all the models used: linear and non-linear. / Ensemble des résultats des ajustements statistiques aux données expérimentales pour les 3 clones MK22, MK04 et MK10 pour l'ensemble des modèles linéaires et non-linéaires utilisés.

Parameters / Paramètres	MK22		MK10		MK04		L2T
Photosynthesis - PAR Photosynthèse - PAR	Est.	CI / IC	Est.	CI / IC	Est.	CI / IC	Est.
PNinf ( $\mu\text{mol M}^{-2} \text{S}^{-1}$ )	40.3***	[37.5; 43]	30.6***	[35.8; 43.3]	33.1***	[29.6; 36.7]	30.7
PNinf ( $\mu\text{mol M}^{-2} \text{S}^{-1}$ )							
$\alpha$ (mol.mol <sup>-1</sup> )	0.071***	[0.064; 0.078]	0.063***	[0.054; 0.073]	0.082***	[0.066; 0.097]	0.053
$\alpha$ (mol.mol <sup>-1</sup> )							
$\Gamma$ ( $\mu\text{mol M}^{-2} \text{S}^{-1}$ )	20		20		20		41
$\Gamma$ ( $\mu\text{mol M}^{-2} \text{S}^{-1}$ )							
Npmax ( $\mu\text{mol M}^{-2} \text{S}^{-1}$ )	30.6		22.3		26.9		23.7
PN max ( $\mu\text{mol M}^{-2} \text{S}^{-1}$ )							
Rd ( $\mu\text{mol M}^{-2} \text{S}^{-1}$ )	2.99 (0.89), T°C=36.7 (2.3)		1.59 (0.78), T°C=35.9 (4.9)		1.70 (0.82), T°C=32.3 (4.59)		2.23
Ro ( $\mu\text{mol M}^{-2} \text{S}^{-1}$ )							
ANOVA on hyperbolic model (fisher test) ANOVA modèle hyperbolique (test de Fisher)	1394***		624***		380***		
total df / total ddl	99		88		73		
Linear model / Modèle linéaire							
Constant / Constante	-0.93		-0.41		-0.86		
Coefficient / Coefficient	0.068		0.032		0.066		
r <sup>2</sup>	0.92***		0.53+		0.78***		
df / ddl	10		11		10		
Photosynthesis - VDP (Linear model) Photosynthèse - VDP							
Constant / Constante	39.4		34.9		30.4		27.7
Coefficient / Coefficient	-9.78		-6.5		-5.83		-5.41
r <sup>2</sup>	0.76***		0.83***		0.5***		
df / ddl	100		78		152		
Stomatal conductance - VPD Conductance stomatique - VPD	Est.	CI / IC	Est.	CI / IC	Est.	CI / IC	Est.
A (asymptote)	77.9***	[60; 95.8]	50.4	[41.6; 59.2]	40.4	[33.2; 47.7]	42.88
b	1.12***	[0.97; 1.6]	1.73***	[0.62; 0.85]	0.74	[0.65; 0.84]	0.82
ANOVA on exponential model ANOVA modèle exponentiel							
Fisher test / (test de Fisher)	334***		328***		325***		
Total df / Total ddl	101		79		153		

Parameter definitions: / Définitions des paramètres:

Npinf: net photosynthesis at infinite radiations / PNinf: valeur de la photosynthèse nette aux rayonnements infinis;  $\alpha$ : apparent quantum yield / a: rendement quantique apparent;  $\Gamma$ : compensation point for light /  $\Gamma$ : point de compensation pour la lumière; Npmax: photosynthetic capacity / PN max: capacité photosynthétique; Rd: respiration in the dark / Ro: respiration à l'obscurité; A: limit of the asymptote / A: limite de l'asymptote; b: statistical parameters / b: paramètres statistiques

Definition of abbreviations / Définition des abréviations:

Est.: estimation / Est: estimation; CI: confidence interval / IC: intervalle de confiance; \*\*\*: test hypothesis done with a risk probability of less than 1 per 1 000 / \*\*\*: hypothèse du test réalisée avec une probabilité de risque inférieure à 1 pour 1 000; +: risk probability of less than 5% / +: probabilité de risque inférieure à 5%; df: degrees of freedom / ddl: degré de liberté; r<sup>2</sup>: correlation coefficient / r<sup>2</sup>: coefficient de corrélation.

### Effect of VPD on photosynthesis

Dufrène (1989; *et al.*, 1993) showed that maximum carbon assimilation was limited by the VPD from a value of 1.8 kPa. For the maximum photosynthesis value, he gave a linear relation:  $\text{NPmax} = 27.7 - 5.41 \times \text{VPD}$ . We compared this relation to our results (figure 3). Clone MK22 proved to be more sensitive to VPD than the other two, whereas clone MK04 revealed a response similar to that seen with LM2T x DA10D. No

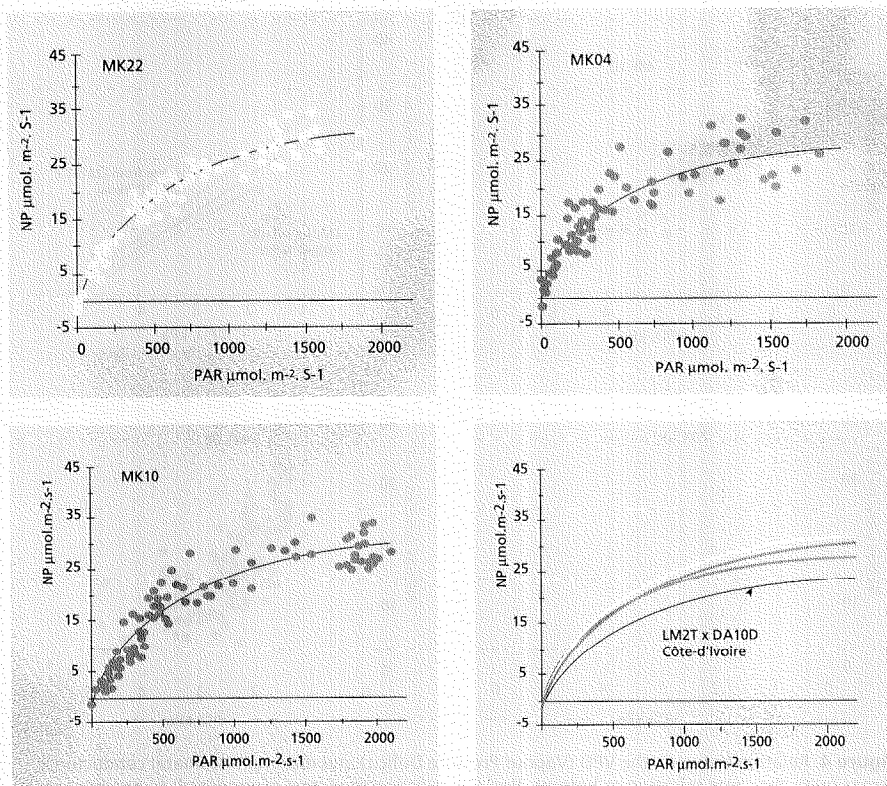
plateau was seen up to 1.8 kPa but rather a VPD effect from 1 kPa<sup>4</sup>.

A comparison of oil palm performance in the three different agro-ecological situations found at the three stations, La Mé (Côte d'Ivoire), Pobé (Benin) and Marihat (Indonesia), logically revealed that the Pobé palm is much less sensitive to VPD, with a relation of  $\text{NPmax} = 23.6 - 3.72 \text{ VPD}$  for the clone derived from parents LM10T x DA17D (Lamade, 1993), than in

the Indonesian, case where a maximum slope was found for clone MK22 ( $\text{NPmax} = 39.4 - 9.78 \text{ VPD}$ ).

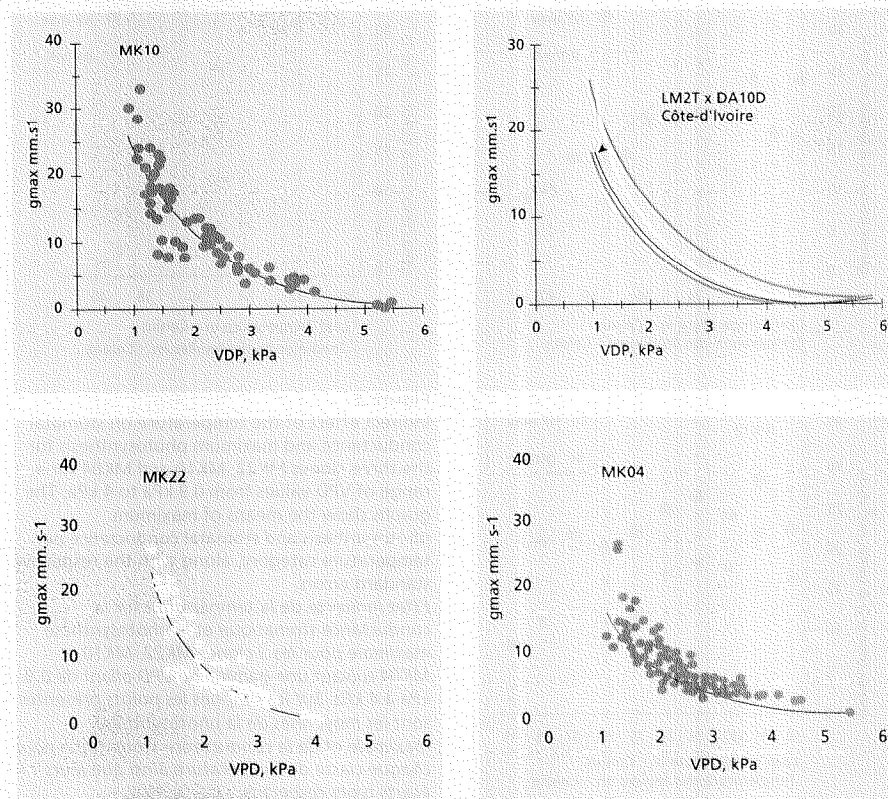
(4) When VPD was close to 0 kPa, the photosynthesis values could not be taken into account, since they were observed for relative humidity in the assimilation chamber of over 80%, the sensitivity limit of the Coreci condenser (moisture sensor).





**Figure 2.** Response of net leaf photosynthesis to incoming radiation for the three clones studied, MK04, MK22 and MK10. Fit of a rectangular hyperbola to experimental points for the three clones. Comparison of the responses of the three clones with that obtained by Dufrène (1989) in Côte d'Ivoire on LM2T x DA10D.

Réponse de la photosynthèse nette foliaire au rayonnement incident pour les 3 clones étudiés, MK04, MK22 et MK10. Ajustement d'une hyperbole équivalente aux points expérimentaux pour les 3 clones. Comparaison des réponses des clones avec celle obtenue par Dufrène (1989) en Côte d'Ivoire sur LM2T x DA10D.



### Relation between stomatal conductance and VPD

Dufrène and Saugier (1993) found substantial stomatal conductance sensitivity between  $g_{smax}$  and the VPD:  $g_{smax} = 1674.7/39.05 (-0.82 VPD)$ . A clear relation was established for the three clones, MK22, MK10 and MK04 (figure 4). As for previous relations for the VPD effect on photosynthesis, relatively clear individualization was found for clone MK22, with values for parameters A and b (77.9 for A and 1.12 for b) that were significantly different from those of the other two (for MK10: A = 50.4; b = 0.73; for MK04 A = 40.4, b = 0.84). When compared to the performance of the LM2T x DA10D control family in Côte d'Ivoire, the same tendency was found as before: clone MK04, which is genetically similar to the control, was also the nearest (figure 4) in stomatal response to VPD: the fit was almost perfect. When comparing the respective values of parameter A, which can be assimilated to a maximum theoretical stomatal value, for the three clones, the same result was found as that already observed with the maximum photosynthesis level: clone MK22 proved to have the highest stomatal conductance level (77 mm s<sup>-1</sup>) followed by MK10 (50 mm s<sup>-1</sup>). Clone MK04 stood out with a theoretical value of 40.4 mm s<sup>-1</sup>.

### Effect of temperature on maximum photosynthesis

The photosynthetic response of clones at Marihat proved to be highly sensitive to temperature, in direct relation with stomatal conductance (figure 5). Maximum photosynthesis and stomatal conductance was observed for the three clones under 33°C. This observation tallied with those

**Figure 3.**

Effect of the VPD (Vapour Pressure Deficit) on maximum photosynthesis (selection of points: PAR > 1,100 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, RH<sub>in</sub> > 10%, RH<sub>out</sub> < 80%, 30°C ≥ T°C leaf > 40°C, h < 12h). Linear regression fit between NP<sub>max</sub> and VPD for the three clones.

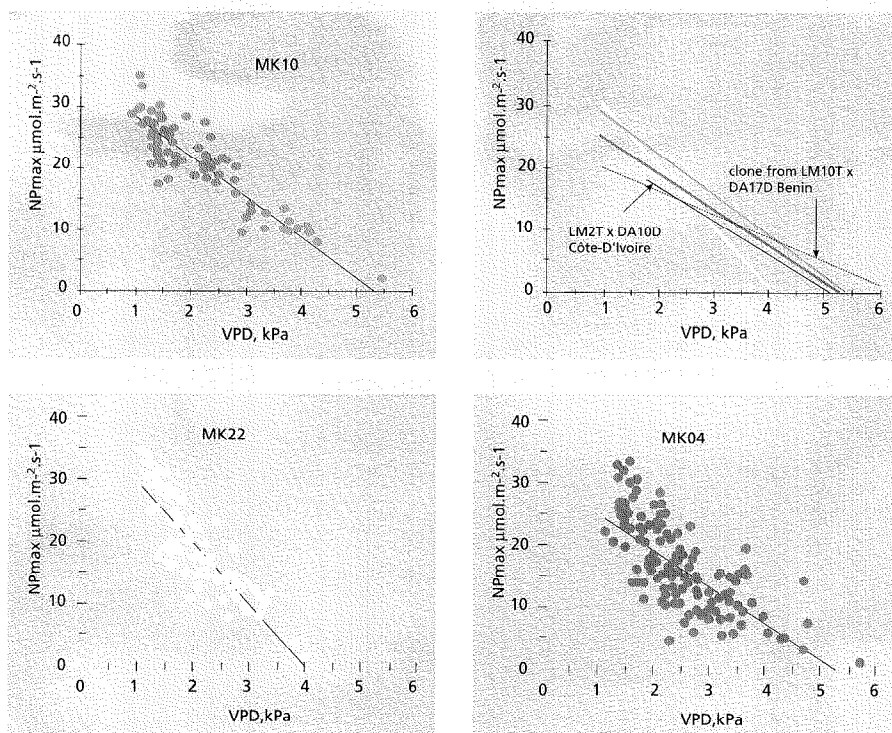
Comparison of the responses of the three clones with that obtained by Dufrène (1989) in Côte d'Ivoire on LM2T x DA10D and by Lamade (1993) in Bénin with the clone from parents: LM10T x DA17D. / Effet du VPD (Vapour Pressure Deficit) sur la photosynthèse maximale (sélection des points: PAR > 1100 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, HR<sub>in</sub> > 10 %, HR<sub>ext</sub> < 80 %, 30°C ≥ T°Cfeuille > 40°C, h < 12h). Régressions linéaires ajustées entre PN<sub>max</sub> et VPD pour les 3 clones. Comparaison des réponses des clones avec celle obtenue par Dufrène (1989) en Côte d'Ivoire sur LM2T x DA10D et celle obtenue par Lamade (1993) au Bénin avec le clone issu des parents LM10T x DA17D.

found by Hong and Corley (1976) and Hong (1979), who reported a negative effect above 34°C in Malaysia. In fact, we indirectly found the negative effect of VPD (which rose in line with temperature) on stomatal conductance, hence on photosynthesis. Comparing the three clones, it was very clear that clone MK22, which was also the most sensitive to the increase in VPD, also revealed the highest sensitivity to temperature (figure 5).

## Discussion

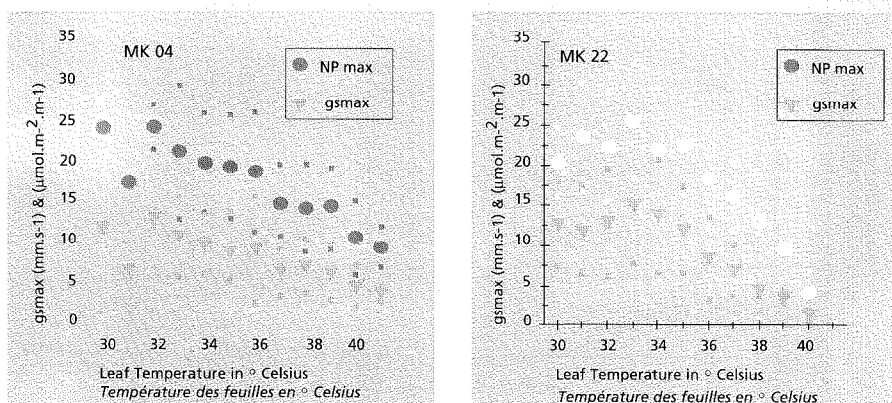
An analysis of photosynthesis response to radiation under the conditions in Sumatra (Indonesia) on clonal planting material (MK22, MK04, MK10) revealed the possibility of a higher maximum photosynthesis level ( $31.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) and apparent quantum yield ( $0.081 \text{ mol mol}^{-1}$ ) than those found by Dufrêne (1989) on the LM2T x DA10D family ( $\text{NPmax} = 23.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $\alpha = 0.051 \text{ mol mol}^{-1}$ ). Is this an environmental effect or simply the genetic expression of planting material with a better performance? Although it is not yet possible to answer that question, it seems highly probable, from an analysis of the performance of clone MK04, which is similar to LM2T x DA10D, that the environment plays a prime role in the expression of the phenotypic plasticity of a family, right from an early age. Given the considerable difference in the amount of incident radiation between the stations at La Mé and Marihat (around  $2 \text{ MJ.m}^{-2} \text{day}^{-1}$  more at Marihat), along with the absence of a water deficit throughout the year in Indonesia, "accommodation" may account for the expression of a high potential in the first years after planting. Higher stomatal conductance levels are also seen (up to  $60 \text{ mm s}^{-1}$ ), which tallies perfectly with the carbon assimilation levels measured.

As regards a possible relation between certain physiological parameters and the yields, it seems clear that it is not only the maximum level of photosynthesis (perhaps too difficult to measure accurately enough) that is discriminant, but rather the apparent quantum yield at low radiations. In a context where the planting material seems to be very sensitive, indirectly, to high temperatures, which are related to high radiation levels, it may be useful for a planting material to make effective use of low radiation under climatic conditions which are very often cloudy. In fact, an excellent correlation could be found between the respective mean production



**Figure 4.** Relation between the VPD (Vapour Pressure Deficit) and maximum stomatal conductance  $g_{\text{max}}$  (with the same selection as before). Non-linear fitting (negative exponential) to experimental data. Comparison of the responses of the clones with that obtained by Dufrêne (1989) in Côte d'Ivoire on LM2T x DA10D.

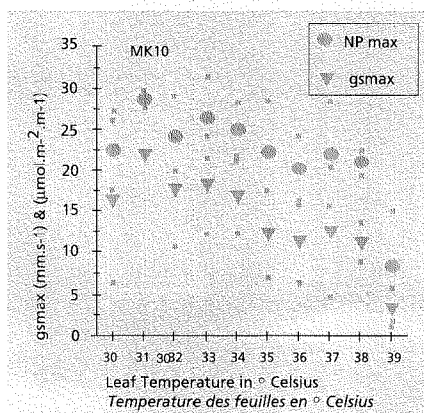
*Relation entre le VPD (Vapour Pressure Deficit) et la conductance stomatique  $g_{\text{max}}$  (avec une même sélection des points que précédemment). Ajustement non - linéaire (exponentielle inverse) aux points expérimentaux. Comparaison des réponses des clones avec celle obtenue par Dufrêne (1989) en Côte d'Ivoire sur LM2T x DA10D.*



**Figure 5.**

Indirect effect of the temperature on stomatal conductance and maximum photosynthesis for the three clones MK22, MK10 and MK04 for a range of VPD values from 0.9 kPa to 4 kPa. The graphs show the means of maximum photosynthesis and stomatal conductance per temperature category, along with the respective standard errors.

*Effet indirecte de la température sur la conductance stomatique et la photosynthèse maximale pour les 3 clones MK22, MK10 et MK04 suivant une gamme de VPD allant de 0.9 kPa à 4 kPa. Sur les graphes les points présentés sont les moyennes de la photosynthèse maximale et de la conductance stomatique pour chaque classe de température ainsi que leurs écarts types respectifs.*





figures for the three clones (table 1) from 1993 to 1994 on young palms and their apparent quantum yield (MK04: 0.081 mol mol<sup>-1</sup>; MK22: 0.071 mol mol<sup>-1</sup>; MK10: 0.063 mol mol<sup>-1</sup>). These values were much higher than those usually observed on C<sub>3</sub> crops, which never exceed 0.05 mol mol<sup>-1</sup> (Ehleringer and Pearcy, 1983). It may be due to good "accommodation" of the planting material to the cloudy conditions in North Sumatra. As regards maximum photosynthesis, according to his results, Dufrène (1989) already noted that the oil palm is more a C<sub>4</sub> crop than a C<sub>3</sub> one.

### ■ C<sub>3</sub> plants, C<sub>4</sub> plants

In C<sub>3</sub> plants (tobacco, spinach, oil palm, coconut), atmospheric CO<sub>2</sub> is incorporated in the Calvin cycle. The first stage of photosynthesis is CO<sub>2</sub> fixation onto RuBP molecules, catalysed by RubisCO.

In C<sub>4</sub> plants (maize, sugarcane), primitive CO<sub>2</sub> fixation occurs in the cells of the perivascular sheath (Kranz cells), via the Hatch and Slack cycle. The CO<sub>2</sub> is fixed onto the PEP by PEPC, resulting in an oxaloacetate molecule (unstable).

The value for respiration, measured in the dark (Rd), seems to be indicative (M04: Rd = 1.7 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>; MK22: Rd = 1.5 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>; MK10: Rd = 1.3 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) of a difference in activity in relation to yields. Identification of the efficiency of light energy conversion into DM as a possible selection criterion is corroborated by Corley and Lee (1992), who showed that oil palm breeding has, from a physiological point of view, moved towards more effective light energy conversion into DM, thereby enabling an overall increase in total DM production. This increase demonstrates that, for the same resources allocated to the vegetative part, much better carbon allocation to the bunches is observed depending on the selection cycles. Although these authors concluded that it was necessary to breed planting material with a high photosynthesis level, we would add that this is not enough, as demonstrated by our study, and that it is also necessary for the material not to be too sensitive to VPD like clone MK22 for example. As MK22 also reveals the lowest root biomass (table 1), there may be a causal relation with less effective water management on a whole

plant scale. This observation opens up the way for new investigations to test planting material at a young stage taking two criteria: sensitivity to VPD and low biomass allocation to the roots.

The direct use of parameters such as NPinf and α (all other things being equal) in the carbon model developed by Dufrène (1989) results in too large an overestimation of potential yield under Indonesian conditions. It therefore seems essential to identify the main factors that limit maximum photosynthesis. They do exist, as proved by the frequent observation of a net assimilation level of around 11 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> with radiation values approaching 2,000 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> under apparently satisfactory water supply conditions. These observations explain the low photosynthesis values found by Henson (1992) in Malaysia in an equivalent agro-ecological zone.

Photoinhibition phenomena, rapid lamina swelling and the existence of a diurnal stomatal rhythm, or even the role played by excess rainfall in some zones, may go some way to providing answers and are worth more extensive investigations. ■

## References / Bibliographie

- ANON., 1990. SAS/STAT User's Guide. Cary, USA, SAS Institute, 1 686 p.
- BARIGA T., 1991. Etude du bilan carboné de 2 clones de peuplier à croissance contrastée. Thèse d'écologie végétale, université de Paris XI, Orsay, France, 194 p.
- CORLEY R.H.V., 1976. Photosynthesis and productivity. In: Oil Palm Research, R.H.V. Corley, J.J. Hardon et B.J. Woods éd., Amsterdam, Pays-Bas, Elsevier, Developments in Crop Science 1, p. 55-76.
- CORLEY R.H.V., 1983. Photosynthesis and age of oil palm leaves. *Photosynthetica* 17 : 97-100.
- CORLEY, R.H.V., LEE C.H., 1992. The physiological basis for genetic improvement of oil palm in Malaysia. *Euphytica* 60 : 179-184.
- DUFRENE E., 1989. Photosynthèse, consommation en eau et modélisation de la production chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). Thèse de doctorat en sciences, écologie végétale, université Paris XI, Orsay, France, 156 p.
- DUFRENE E., OCHS R., SAUGIER B., 1990. Photosynthèse et productivité du palmier à huile en liaison avec les facteurs climatiques. *Oléagineux* 45 : 345-355.
- DUFRENE E., SAUGIER B., 1993. Gas exchange of oil palm in relation to light vapour pressure deficit, temperature and leaf age. *Funct. Ecol.* 7 : 97-104.
- EHLERINGER J., PEARCY R.W., 1983. Variation in quantum yield for CO<sub>2</sub> uptake among C3 and C4 plants. *Plant Physiol.* 73 : 555-559.
- GERRITSMAN W., 1988. Light interception, leaf photosynthesis and sink-source relations in oil palm. Wageningen, Pays-Bas, Agricultural University, 74 p.
- HARTLEY C.W.S., 1977. The oil palm. Londres, Royaume-Uni, Longman, Tropical agriculture series, 706 p.
- HENSON I.E., 1991. Adaptation to light environment by leaves of oil palm (*Elaeis guineensis*). *PORIM Bulletin* (22) : 1-8.
- HENSON I.E., 1992. Carbon assimilation, respiration and productivity of young oil palm (*Elaeis guineensis*). *Intern. J. Oil Palm Res. Dev.* 4 (2) : 51-59.
- HIRSCH P. J., 1975. Premiers travaux sur l'assimilation photosynthétique du palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). Mémoire ORSTOM, Paris, France, 32 p.
- HONG T.K., 1979. Effects of some environmental factors on photosynthesis and productivity of oil palm seedlings. Thesis, university of Malaya, Kuala Lumpur, Malaisie.
- HONG T.K., CORLEY R.H.V., 1976. Leaf temperature and photosynthesis of a tropical C3 plant *Elaeis guineensis*. *MARDI Research Bulletin* 4 : 16-20.
- LAMADE E., 1993. Echanges gazeux et bilan carboné chez le palmier à huile au sud-Bénin. I. Echanges gazeux foliaires. Montpellier, France, CIRAD-CP, 42 p. (document interne).
- LAMADE E., 1996. Oil palm: measuring photosynthesis and respiration. *Plant. Rech. Dév.* 3 (1) : 23-27.
- LONG S.P., HALLGREN J.E., 1985. Measurement of CO<sub>2</sub> assimilation by plants in the field and the laboratory. In: Techniques in bioproductivity and photosynthesis, J. Coombs, D.O. Hall, S.P. Long et J.M.O. Scurlock éd., Oxford, Royaume-Uni, Pergamon Press, p. 62-94.
- LUBIS A.U., 1981. Agroklimat kebun PNP VII di daerah Simalungun. PNP, Marihat Research Station, Pematang Siantar, 41 p.
- OSMOND C.B., BJÖRKMAN O., ANDERSON D.J., 1980. Photosynthesis. In: Physiological processes in plant ecology, Berlin, Allemagne, Springer-Verlag, p. 91-377.
- PARKINSON K.J., 1985. A simple method for determining boundary layer resistance in leaf cuvettes. *Plant Cell Environ.* 8 : 223-226.
- POTELSKI N., 1990. Effects of soil and atmospheric drought on leaf exchange rates of plantation palms. Ph. D. Thesis, university of Cambridge, Royaume-Uni, 176 p.
- SMITH B. G., 1989. The effects of soil water and atmospheric vapour pressure deficit on stomatal behaviour and photosynthesis in the oil palm. *J. Exp. Bot.* 40 (215) : 647-651.
- SUTEDJO K., TOBING E.L., PURBA P., 1979. Laporan pemetaan tanah perkebunan PNP VII, Marihat Research Station, Pematang Siantar, 89 p.
- VAN CAEMMERER S., FARQUHAR G.D., 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153 : 371-387.

# Variations de la photosynthèse maximale du palmier à huile en Indonésie : comparaison de trois clones à morphologie contrastée

Lamade E.<sup>1</sup>, Setiyo E.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> CIRAD-CP, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France

<sup>2</sup> IOPRI-Marihat, PO Box 37, Pematang, Siantar, Sumatera, Utara, Indonésie

Depuis 20 ans, la photosynthèse foliaire fait l'objet de nombreuses recherches dans des conditions écologiques variées, selon différentes techniques et sur divers types de matériel végétal. Ceci expliquerait une certaine disparité dans les valeurs de photosynthèse déjà obtenues: de 5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Hirsch, 1975), entre 6 et 9  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Potulski, 1990), entre 14 et 20  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Corley, 1983 ; Gerritsma 1988), entre 12 et 18  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  pour Henson (1991, 1992).

Sur la lignée témoin LM2T x DA10D du CIRAD, en Côte d'Ivoire, Dufrêne (1989), Dufrêne et Saugier (1993) ont trouvé une valeur maximale de photosynthèse de 23,7  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , en réponse à l'éclairement. Leurs travaux ont également montré un effet dépressif très net du VPD (*Vapour Pressure Deficit* : déficit de saturation de l'air entre la surface de la feuille et l'atmosphère) sur l'assimilation à partir de 1,8 kilo Pascal (kPa), ainsi qu'une action négative de la température au-dessus de 38 °C. Il nous a paru intéressant de valider ces résultats en Indonésie, où la culture se trouve dans sa niche écologique optimale, sur les derniers matériels clonés et sélectionnés par le CIRAD-CP. Ceci, dans une perspective plus générale de relier certains paramètres physiologiques à la production et de servir de base à d'éventuels critères de sélection. Par ailleurs, la courbe de réponse de l'assimilation nette potentielle au rayonnement en Côte d'Ivoire, établie par Dufrêne (1989), a permis d'élaborer un modèle de simulation de production. Ce dernier est essentiellement basé sur le bilan carboné obtenu par différence entre les entrées d'assimilats dans la plante et le total des coûts respiratoires (Dufrêne *et al.*, 1990). Une estimation du potentiel photosynthétique ainsi qu'une évaluation de l'efficacité photosynthétique dans les conditions écologiques d'Indonésie paraissent indispensables à la création d'un outil de prévision adapté à cette zone.

Dans cette étude nous avons comparé les « performances » physiologiques de 3 clones présentant une morphologie contrastée et des origines génétiques différentes, en vue de définir de nouveaux seuils maximaux de fonctionnement et de tolérance aux variations environnementales, dans les conditions agro-écologiques d'Indonésie, et d'identifier un paramètre physiologique perti-

nent de l'expression génotypique d'une famille ou d'un clone.

## Matériels et méthodes

### Milieu physique

L'expérimentation a été menée sur un essai clonal situé à Bah Jambi Estate (Pemetaan Tanah Perkebunan (PTP) VIII, 99° 13' E ; 2° 59' N), au Nord Sumatra (Indonésie) à 168 m d'altitude. Cette région peut être considérée comme étant la niche optimale du palmier à huile au sens de Hartley (1977) puisqu'il n'y a pas localement d'effet saisonnier de la distribution de la pluviométrie (Sutedjo *et al.*, 1979 ; Lubis, 1981). Selon la méthode d'estimation IGM 12<sup>(1)</sup> (CIRAD), il n'y a pas de déficit hydrique.

### Matériel végétal

Les mesures ont été effectuées sur 3 clones, MK10 (parents : BJ169D x RS14P), MK04 (LM2T x DS29D) et MK22 (RS4T x TI221D) issus d'embryogenèse somatique *in vitro* effectuée au département de culture *in vitro* de Marihat (Nord Sumatra). Ces clones ont été plantés en 1990 à une densité comprise entre 130 et 135 arbres à l'hectare. Ils ont été choisis pour leur morphologie contrastée et leur origine génétique différente (tableau 1).

### Protocole expérimental

#### Étude de l'appareil végétatif

La surface foliaire de chaque clone a été évaluée suivant la méthode décrite par Tailliez *et al.* (1992), sur les feuilles des rangs 8, 17 et 33 avec 8 arbres par clone. La masse par unité de surface ( $\text{g}_{\text{MS}} \cdot \text{m}^{-2}$ ) a été mesurée sur l'ensemble des feuilles de la spirale 1 (rang 1 à 49), sur 10 folioles, autour du point B, avec 5 arbres par clone. L'indice foliaire a été mesuré avec le PCA-2000 (*Plant Canopy Analyser*) de Li-Cor (Li-Cor Incorporated, Lincoln, NE, USA), suivant 5 transects entre les arbres et 8 mesures par transect.

(1) Méthode de calcul décrite dans les annales techniques de l'IRHO. Celle-ci a déjà été utilisée pour caractériser le déficit hydrique dans un certain nombre de régions tropicales.

Une évaluation de la biomasse racinaire de chaque clone a été effectuée en échantillonnant de 0 à 105 cm de profondeur avec une tarière hollandaise et en effectuant 128 prélèvements par clone. Chaque échantillon de terre prélevé est lavé au jet d'eau au-dessus d'un tamis de mailles de 1 mm. Les racines recueillies sont ensuite placées à l'étuve (85 °C pendant 1 nuit) puis séchées, elles sont ensuite séparées en 3 catégories (primaires, secondaires, tertiaires + quaternaires) et pesées.

### Echanges gazeux

Les mesures de photosynthèse et de transpiration foliaires ont été effectuées *in situ* selon la méthode déjà utilisée sur le palmier à huile en

### Données météorologiques

recueillies à la station de recherche de Marihat, très proche de la zone expérimentale

Données météorologiques recueillies à la station de recherche de Marihat, très proche de la zone expérimentale

Durée d'insolation annuelle moyenne (1984-1995) : 2 037 h.

Pluviométrie totale annuelle moyenne (1972-1994) : 2 890 mm.

Température régulière tout au long de l'année avec une moyenne annuelle de 24,7 °C (moyenne annuelle des maxima (1972-1993) : 29,8°C, des minima (1972-1993) : 20 °C).

Récemment, un enregistrement horaire du PAR (*Photosynthetically Active Radiation*), avec un capteur quantum et une centrale Li-Cor, a permis d'évaluer le rayonnement global journalier moyen, sur la période 1972-1994, à 16,24 méga joule (MJ)  $\text{m}^{-2} \text{jour}^{-1}$ . Une régression linéaire a été établie entre la durée d'ensoleillement en 1994 et le rayonnement mesuré avec le capteur ( $S = \text{PAR}/0,47 = 1,3 \text{ DJ} + 8,88$   $r^2 = 0,83$   $\text{ddl} = 212$ , avec  $S$ , rayonnement global pendant toute la durée de l'ensoleillement, en  $\text{MJ m}^{-2} \text{jour}^{-1}$ , et PAR le rayonnement réellement mesuré). Le rayonnement mesuré en 1994 est de 15,29  $\text{MJ m}^{-2} \text{jour}^{-1}$ . La variation saisonnière du rayonnement, de la température et de la pluviométrie est représentée sur la figure 1 ainsi que la relation linéaire entre la durée d'ensoleillement et  $S$  le rayonnement global.



Côte d'Ivoire (Dufrène, 1989 ; Dufrène et Saugier 1993). On dispose d'un analyseur à infrarouge portable (type LCA2 de chez ADC) et d'une chambre d'assimilation (PLCN<sup>(2)</sup>) dans laquelle une portion de limbe est placée. On mesure simultanément, en circuit ouvert, l'absorption de gaz carbonique (CO<sub>2</sub>) par le limbe, le dégagement de vapeur d'eau, la température et le rayonnement (uniquement le PAR) incident sur la chambre grâce à un capteur gallium.

A partir de l'ensemble de ces mesures, on calcule, suivant les formules établies par von Caemmerer et Farquhar (1981), Dufrène (1989) et Parkinson (1985), l'assimilation nette en  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , la transpiration ( $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), la conductance stomatique ( $\text{mm s}^{-1}$ ). On calcule aussi le VPD en kPa entre la feuille et l'atmosphère de la chambre à la température de la feuille. L'ensemble des mesures (environ 200 par clone) a été effectué sur une feuille de rang 9, déjà identifiée comme étant la plus active (Dufrène 1989 ; Corley, 1983), sur 8 arbres par clone.

Les mesures de respiration foliaire (diurne et nocturne) ont été réalisées suivant une technique décrite par Lamade (1996). Les formules et équations employées pour calculer la respiration en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  sont les mêmes (en inversant les différences) que celles de la photosynthèse en circuit fermé avec l'ensemble des corrections de pression et de température provenant de Long et Hallgreen (1985) et de Barigah (1991).

## Méthodes

### Réponse de la photosynthèse au rayonnement

La réponse de la photosynthèse nette au rayonnement incident a été analysée en retenant uniquement les points dont la conductance stomatique est supérieure à  $9 \text{ mm s}^{-1}$  et le VPD inférieur à 1,8 kPa lorsque le rayonnement est saturant ( $\text{PAR} \geq 1\,100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Les valeurs de photosynthèse nette, à PAR saturant, sont corrigées pour une concentration de CO<sub>2</sub> égale à 350 ppm suivant Dufrène et Saugier (1993) ( $\text{PNmax (350)} = \text{PNmax} + 0,0664 (350 - \text{CO}_2)$ ). Pour l'ajustement d'une courbe aux données, 2 types de modèles hyperbolique et linéaire ont été utilisés. Le premier reprend l'équation déjà utilisée par Dufrène (1989) :

$\text{PN} = \alpha \text{PNinf} (\text{PARi} - \Gamma) / (\alpha (\text{PARi} - \Gamma) + \text{PNinf})$  avec PN : photosynthèse nette, PNinf : photosynthèse lorsque le rayonnement est infini, PARi : le rayonnement incident,  $\alpha$  : le rendement quantique apparent et  $\Gamma$  : le point de compensation pour la lumière. La procédure NLIN<sup>(3)</sup> de SAS

(Anon., 1990) a été utilisée pour déterminer la valeur de PNinf et  $\alpha$ . Le niveau de photosynthèse maximale (ou capacité photosynthétique) PNmax sera égale à la valeur de l'hyperbole équilatère lorsque le PAR est voisin de  $2\,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Le deuxième modèle exploite la linéarité de la réponse photosynthétique, lorsque le PAR est faible ( $0$  à  $130 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) suivant l'équation :

$$\text{PN} = \alpha \text{PARi} + \text{Cst}$$

Il permet de déterminer également le rendement quantique apparent,  $\alpha$ .

### Effet du VPD sur la photosynthèse

Pour les valeurs de photosynthèse maximale (lorsque  $\text{PAR} \geq 1\,100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), Dufrène (1989) met en évidence un effet linéaire dépressif du VPD sur la photosynthèse suivant l'équation :

$\text{PNmax} = \text{Cst} + A \text{VPD}$  avec Cst : constante et A : coefficient de régression. Un même type de relation est ajusté sur nos données.

### Relation entre la conductance stomatique et le VPD

Dufrène et Saugier (1993) démontrent la grande sensibilité de la conductance stomatique (gs) au VPD : ils expriment gs en fonction du VPD avec une courbe exponentielle inverse suivant l'équation :

$\text{gsmax} = A (1 - b \text{VPD})$  avec gsmax, valeurs de gs lorsque le rayonnement est saturant, A et b paramètres. L'ajustement statistique de cette relation à nos données a été effectué avec la procédure NLIN de SAS (Anon., 1990).

## Résultats

### Photosynthèse potentielle

Le clone MK22 montre le niveau le plus haut de photosynthèse maximale (capacité photosynthétique), PNmax, égal à  $31,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , contre 27,4 pour MK04 et 30 pour MK10. Ces valeurs sont toutes supérieures à  $23,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , établie par Dufrène (1989) en Côte d'Ivoire pour la famille témoin LM2T x DA10D. Les rendements quantiques apparents obtenus avec le modèle hyperbolique à des taux de rayonnement faibles pour les 3 clones sont également bien supérieurs à celui établi à 0,051 (Dufrène et Saugier, 1993) en Côte d'Ivoire, avec  $0,071 \text{ mol mol}^{-1}$  pour MK22, 0,063 pour MK10 et 0,082 pour MK04. Les valeurs de ce même paramètre, obtenues avec le modèle linéaire, sont plus faibles (tableau 2) que les précédentes, mais demeurent supérieures à celles de Dufrène (1989) en Côte d'Ivoire, sauf pour le clone MK10 dont la grande dispersion des points à faible rayonnement rend difficile l'estimation de  $\alpha$ .

Le niveau de photosynthèse potentielle égale à PNinf est très élevé en Indonésie, puisqu'il peut être estimé à  $40,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (tableau 2) pour MK22 contre 30,7 en Côte d'Ivoire.

Le point de compensation à la lumière (tableau 2) semble moins élevé en Indonésie, avec

une valeur égale à  $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , que celui observé en Côte d'Ivoire ( $41 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  sur LM2T x DA10D). Quand le rayonnement est nul, la respiration foliaire mesurée est de  $1,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  pour MK04, de 2,09 pour MK22 et de 1,59 pour MK10 (pour LM2T x DA10D :  $2,23 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en Côte d'Ivoire). De manière générale, on observe une respiration foliaire de base moins élevée en Indonésie, aux alentours de  $2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , qu'en zone africaine où des valeurs proches de  $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ont été mesurées (Lamade, 1993).

Il paraît difficile de mettre en évidence de nettes différences entre les clones compte tenu du recouvrement partiel des intervalles de confiance des paramètres PNinf et  $\alpha$  (dû à une dispersion des points expérimentaux non négligeable). Tout au plus est-il possible d'observer que le clone MK04, génétiquement proche de LM2T x DA10D, montre également la réponse photosynthétique à la lumière la plus proche de celle de la famille témoin (figure 2).

### Effet du VPD sur la photosynthèse

Dufrène (1989 ; et al. 1993) a mis en évidence une limitation de l'assimilation carbonée maximale par le déficit de saturation en vapeur d'eau de l'air (VPD) à partir de 1,8 kPa. Pour les valeurs maximales de photosynthèse de la lignée témoin, il donne une relation linéaire :  $\text{PNmax} = 27,7 - 5,41 * \text{VPD}$ . Nous avons comparé cette relation à nos résultats (figure 3). Le clone MK22 montre une sensibilité plus grande au VPD que les 2 autres, tandis que le clone MK04 montre une réponse proche de celle observée sur LM2T x DA10D. Nous n'observons pas de palier jusqu'à 1,8 mais plutôt un effet négatif du VPD dès 1 kPa<sup>(4)</sup>.

En comparant le comportement des palmiers dans 3 situations agro-écologiques différentes, représentées par les stations La Mé (Côte d'Ivoire), Pobé (Bénin) et Marihat (Indonésie), il ressort de façon logique qu'à Pobé le palmier montre une sensibilité bien moindre au VPD, avec une relation égale à  $\text{PNmax} = 23,6 - 3,72 \text{VPD}$  pour le clone issu de parent LM10T x DA17D (Lamade, 1993), qu'en situation indonésienne où on observe une pente maximale pour le clone MK22 ( $\text{PNmax} = 39,4 - 9,78 \text{VPD}$ ).

### Relation entre la conductance stomatique et le VPD

Dans les résultats de Dufrène et Saugier (1993), on trouve une relation entre la conductance stomatique et le VPD où  $\text{gsmax} = 1674,7 / 39,05 (1 - b \text{VPD})$ . Une relation nette a été établie pour les 3

(2) Parkinson leaf chamber for narrow material.

(3) La procédure « NLIN » du logiciel SAS est un programme informatique permettant de calculer les valeurs de paramètres de régression non-linéaire comme l'hyperbole équilatère ou une courbe exponentielle.

(4) Les valeurs de photosynthèse lorsque le VPD est voisin de 0 kPa n'ont pu être prises en compte puisque celles-ci sont observées pour des valeurs d'humidité relative dans la chambre d'assimilation supérieures à 80 %, seuil limite de sensibilité du condensateur Coreci (capteur d'humidité).



clones MK22, MK10 et MK04 (figure 4). Comme pour la relation précédente, concernant l'effet du VPD sur la photosynthèse, on note une individualisation relativement nette du clone MK22 avec des valeurs de paramètres A et b (77,9 pour A et 1,12 pour b) (tableau 2) significativement différentes de ceux des 2 autres clones (pour MK10 : A = 50,4 ; b = 0,73 ; pour MK04 : A = 40,4 ; b = 0,84). Lorsqu'on compare le comportement de ces 3 clones avec celui de la lignée témoin LM2T x DA10D, en Côte d'Ivoire, on retrouve la même tendance que précédemment : le clone MK04, voisin génétiquement de la lignée témoin, est aussi le plus proche (figure 4) dans la réponse stomatique au VPD : les 2 ajustements sont presque confondus. En comparant les valeurs respectives du paramètre A, qui peut être assimilé à une valeur stomatique théorique maximale pour les 3 clones, on retrouve le même résultat déjà observé pour le niveau de photosynthèse maximale : c'est le clone MK22 qui montre le niveau de conductance stomatique le plus élevé (77 mm s<sup>-1</sup>) suivi par MK10 (50 mm s<sup>-1</sup>). Le clone MK04 se détache avec une valeur maximale théorique de 40,4 mm s<sup>-1</sup>.

#### Effet de la température sur la photosynthèse maximale

La réponse photosynthétique des clones à Marihat semble très sensible à la température, ceci en relation directe avec la conductance stomatique (figure 5). Le maximum de photosynthèse et de conductance est observé pour les 3 clones avant 33 °C. Cette observation semble en accord avec celles de Hong et Corley (1976) et Hong (1979) qui enregistrent un effet négatif de la température après 34 °C en Malaisie. En fait, on retrouve indirectement l'effet dépressif du VPD (qui augmente en fonction de la température) sur la conductance et donc sur la photosynthèse. En comparant le comportement des 3 clones, il ressort très nettement que le clone MK22, également le plus sensible à l'augmentation du VPD, se montre également le plus sensible à la température (figure 5).

#### Discussion

L'analyse de la réponse photosynthétique au rayonnement, dans les conditions de Sumatra (Indonésie), sur matériel clonal (MK22, MK04, MK10), démontre la possibilité de valeurs maximales de photosynthèse (31,6 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) et de rendement quantique apparent (0,081 mol mol<sup>-1</sup>) plus élevées que celles établies par Dufrène (1989) sur la famille témoin LM2T x DA10D (PNmax = 23,7 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, α = 0,051 mol mol<sup>-1</sup>). S'agit-il d'un effet de l'environnement ou simplement de l'expression génétique d'un matériel plus performant ? Bien qu'il ne soit pas possible de répondre maintenant à cette question, il paraît très probable, en analysant le comportement du clone MK04, voisin génétiquement de LM2T x DA10D, que l'environnement joue un rôle primor-

dial dans l'expression de la plasticité phénotypique d'une famille et, ceci, dès le jeune âge. La différence importante de quantité de rayonnement incident entre les 2 stations La Mé et Marihat (de 2MJ.m<sup>-2</sup>.jour<sup>-1</sup> supérieurs à La Mé) ainsi que l'absence de déficit hydrique tout au long de l'année en Indonésie peuvent permettre une « accommodation » dans l'expression d'un potentiel élevé dans les premières années de plantation. On observe aussi des niveaux de conductance stomatique plus élevés (jusqu'à 60 mm s<sup>-1</sup>), ce qui est en parfaite cohérence avec les niveaux d'assimilation carbonée mesurés.

Si on recherche une relation entre certains paramètres physiologiques et la production, il apparaît de façon claire que ce n'est pas seulement le niveau maximal de photosynthèse qui est discriminant (probablement trop difficile à mesurer de manière suffisamment précise) mais plutôt le rendement quantique apparent aux rayonnements faibles. Dans un contexte où le matériel semble très sensible, indirectement, aux fortes températures, qui sont liées aux forts éclaircissements, il peut sembler intéressant, pour un matériel donné, de bien utiliser les faibles radiations dans des conditions climatiques très souvent nuageuses. En effet, on trouve une excellente corrélation entre les valeurs de rendement quantique apparent pour les 3 clones (MK04 : 0,081 mol mol<sup>-1</sup> ; MK22 : 0,071 mol mol<sup>-1</sup> ; MK10 : 0,063 mol mol<sup>-1</sup>) et leur production moyenne en 1993 et 1994 au jeune âge (tableau 1). Ces valeurs sont bien plus élevées que celles normalement mesurées sur les cultures en C<sub>3</sub>, n'excédant pas 0,05 mol mol<sup>-1</sup> (Ehleringer et Pearcy, 1983). On peut y voir une très bonne accommodation du matériel végétal aux conditions très nuageuses du Nord Sumatra. Concernant la photosynthèse maximale, d'après ses résultats, Dufrène (1989) remarque déjà que le palmier à huile se comporte, en ce qui concerne la capacité photosynthétique, plutôt comme une plante en C<sub>4</sub> qu'une plante en C<sub>3</sub>.

De récents travaux en écophysiologie de la plante entière, sur le palmier à huile *Elaeis guineensis* Jacq., ont mis en évidence des liens de causalité entre sa grande productivité (environ 50 t de matière sèche (MS) ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup> dont 30 sont dévolus à la partie aérienne (Dufrène et Saugier, 1993), la photosynthèse, l'efficacité de conversion de la lumière en matière sèche et la conductance stomatique (Corley, 1976 ; 1983 ; Hong, 1979 ; Smith, 1989 ; Dufrène *et al.*, 1990).

Les valeurs de la respiration mesurée à l'obscurité (R<sub>o</sub>) semblent également indicatrices (MK04 : R<sub>o</sub> = 1,7 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> ; MK22 : R<sub>o</sub> = 2,09 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> ; MK10 : R<sub>o</sub> = 1,59 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) d'une différence d'activité en relation avec la production.

L'efficacité de conversion de l'énergie lumineuse en matière sèche, comme un possible critère de sélection, est corroborée par les travaux

de Corley et Lee (1992). Ces derniers démontrent que la sélection du palmier s'est orientée globalement d'un point de vue physiologique vers une meilleure conversion de l'énergie lumineuse en matière sèche, permettant ainsi une augmentation globale de la matière sèche totale produite. Cette argumentation démontre que pour des besoins égaux au niveau des parties végétatives, on observe, en fonction des cycles de sélection, une bien meilleure allocation du carbone aux fruits. Bien que Corley et Lee concluent à la nécessité de sélectionner un matériel présentant un niveau de photosynthèse élevé, nous ajouterions que cela ne suffit pas, comme le démontre notre étude : encore faut-il que le matériel végétal ne soit pas trop sensible au VPD comme par exemple le clone MK22. Celui-ci présentant également la biomasse racinaire la plus faible (tableau 1), peut-être peut-on y voir une relation de causalité avec une moins bonne gestion de l'eau à l'échelle de la plante entière ? Cette observation ouvre certainement de nouvelles voies d'investigations pour tester le matériel végétal au jeune âge selon 2 critères : la sensibilité au VPD et la faible allocation de carbone au système racinaire.

L'utilisation directe des paramètres, tels PN<sub>inf</sub> et α (toutes choses égales d'ailleurs), dans le modèle de bilan carboné établi par Dufrène (1989), surestime trop le potentiel de production dans les conditions indonésiennes. Il apparaît donc indispensable d'identifier les principales contraintes de la photosynthèse maximale. Ces contraintes existent, comme le démontre l'observation fréquente d'un niveau d'assimilation nette autour de 11 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> avec des rayonnements voisins de 2000 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> dans des conditions hydriques apparemment satisfaisantes. Ces observations peuvent expliquer les faibles valeurs de photosynthèse observées par Henson (1992) en Malaisie, zone agro-écologique équivalente.

Des phénomènes comme la photo-inhibition, l'engorgement rapide des limbes, l'existence de rythme stomatique diurne ou encore le rôle joué par l'excès de pluviométrie dans certaines zones peuvent être des éléments de réponses et méritent de plus amples investigations. ■

#### Plantes en C<sub>3</sub>, plantes en C<sub>4</sub>

Chez les plantes en C<sub>3</sub> (tabac, épinard, palmier, cocotier), le CO<sub>2</sub> atmosphérique est incorporé dans le cycle de Calvin. La première étape de la photosynthèse est la fixation, catalysée par la RubisCO, du CO<sub>2</sub> sur une molécule de RuBP.

Chez les plantes en C<sub>4</sub> (maïs, canne à sucre), la fixation primitive du CO<sub>2</sub> a lieu dans les cellules de la gaine périvasculaire (cellules de Kranz) en suivant le cycle de Hatch et Slack. Le CO<sub>2</sub> est fixé sur le PEP via la PEPCase pour donner une molécule d'oxaloacétate (instable).